

УДК: 598.271.8:636.082.46:575.18

### Повторяемость размера кладки и соотношения полов в потомстве волнистых попугайчиков *Melopsittacus undulatus*

О.А.Маркова

*Харьковский национальный университет имени В.Н.Каразина (Харьков, Украина)*

Выявлены значимые коэффициенты повторяемости: размера кладки волнистого попугайчика по данным трёх сезонов размножения ( $R=0,425-0,478$ ,  $p<0,001$ ), среднего размера кладки по данным однолетних и двулетних самок ( $R=0,624$ ,  $p<0,001$ ), и двулетних и трёхлетних самок ( $R=0,468$ ,  $p<0,05$ ), доли самцов в потомстве первых и вторых кладок в сезоне размножения по данным однолетних и двулетних птиц ( $R=0,264$ ,  $p<0,05$  и  $R=0,307$ ,  $p<0,05$  соответственно).

**Ключевые слова:** волнистый попугайчик, *Melopsittacus undulatus*, коэффициент повторяемости, размер кладки, соотношение полов, возраст.

### Повторюваність розміру кладки і співвідношення статей в потомстві хвилястих папужок *Melopsittacus undulatus*

О.О.Маркова

Виявлені вірогідні коефіцієнти повторюваності: розміру кладки хвилястого папужки за даними трьох сезонів розмноження ( $R=0,425-0,478$ ,  $p<0,001$ ), середнього розміру кладки за даними однорічних і дворічних самок ( $R=0,624$ ,  $p<0,001$ ) та дворічних і трирічних самок ( $R=0,468$ ,  $p<0,05$ ), частки самців в потомстві перших і других кладок в сезоні розмноження за даними однорічних і дворічних птахів ( $R=0,264$ ,  $p<0,05$  і  $R=0,307$ ,  $p<0,05$  відповідно).

**Ключові слова:** хвилястий папужка, *Melopsittacus undulatus*, коефіцієнт повторюваності, розмір кладки, співвідношення статей, вік.

### Repeatability of the clutch size and sex ratio in posterity of the budgerigars *Melopsittacus undulatus*

O.A.Markova

Significant repeatability coefficients of the next reproductive parameters have been found: the clutch size of the budgerigars according to three reproductive seasons ( $R=0,425-0,478$ ,  $p<0,001$ ); the average clutch size according to data about annual and biannual females ( $R=0,624$ ,  $p<0,001$ ), and biannual and triennial females ( $R=0,468$ ,  $p<0,05$ ), the part of males in the posterity of the first and second clutches according to data about annual and biannual birds ( $R=0,264$ ,  $p<0,05$  and  $R=0,307$ ,  $p<0,05$  accordingly).

**Key words:** budgerigar, *Melopsittacus undulatus*, repeatability coefficient, clutch size, sex ratio, age.

#### Введение

Повторяемость ( $R$ ) – показатель степени сходства в проявлении признаков у одной и той же группы животных в разные периоды их жизни. Повторяемость часто определяют для репродуктивных признаков, так как многие животные в течение жизни воспроизводятся неоднократно. Повторяемость имеет важное значение в селекционной практике, так как чем меньше меняются селекционируемые признаки в отдельные периоды жизни, тем эффективнее будет селекция в раннем возрасте (Кочиш, 1992). Дисперсию значений признака можно разложить на компоненты, одна из которых (внутрииндивидуальная) даёт меру различий между проявлениями признака у одной и той же особи, а другая (межиндивидуальная) – меру постоянных различий, существующих между разными особями. Внутрииндивидуальная компонента  $V_{Es}$  имеет целиком средовое происхождение, межиндивидуальная компонента отчасти является средовой, отчасти генетической ( $V_G+V_{Eg}$ ). Повторяемость признака является отношением межиндивидуальной компоненты к общей фенотипической дисперсии признака и выражается как:

$$R = \frac{V_G + V_{Eg}}{V_P} \quad (1),$$

где  $V_G$  – генетическая дисперсия,  $V_{Eg}$  – средовая дисперсия, составляющая часть межиндивидуальной компоненты,  $V_P$  – фенотипическая дисперсия признака. Из уравнения (1) можно видеть, что повторяемость устанавливает верхний предел наследуемости признака,  $V_G/V_P$  (Фолкнер, 1985).

Повторяемость размера кладки по данным первых и вторых кладок в течение гнездового сезона была определена для следующих видов: большой синицы (*Parus major*) –  $R=0,45$  (Van der Jeugd, McCleery, 2002),  $R=0,51$  (Perrins, Jones, 1974),  $R=0,54$  (Van Noordwijk et al., 1981), скворца обыкновенного (*Sturnus vulgaris*) –  $R=0,47$  (Christians et al., 2001), деревенской ласточки (*Hirundo rustica*) –  $R=0,25$  (Bańbura, Zieliński, 2000), домового крапивника (*Troglodytes aedon*) –  $R=0,10$  (Kennedy, White, 1991), белой куропатки (*Lagopus lagopus*) –  $R=0,23$  (Myrberget, 1989) и других птиц. У домового крапивника были определены коэффициенты повторяемости первых и вторых кладок на основании данных первого и второго годов жизни, они составили  $R=0,27$  и  $R=0,30$  соответственно (Kennedy, White, 1991). У американского певчего воробья (*Melospiza melodia*) были определены коэффициенты повторяемости размера кладки у птиц разного возраста: 1–2 года ( $R=0,09$ ), 1–3 года ( $R=0,73$ ) и 2–3 года ( $R=0,10$ ) (Hochachka, 1993). У чёрного дрозда (*Turdus merula*) был определён коэффициент повторяемости первых кладок на основании данных первого и второго годов жизни, он составил  $R=0,29$  (Postma, van Noordwijk, 2005). Статистически не значимые и нулевые коэффициенты повторяемости размера кладки были получены в исследованиях на Дарвиновых вьюрках (*Geospiza fortis*) (Gibbs, 1988), гусе-белощее (*Chen canagicus*) (Petersen, 1992), обыкновенной гайе (*Somateria mollissima*) (Erikstad et al., 1993) и длиннохвостой неясыти (*Strix uralensis*) (Pietäininen, 1989).

Коэффициент повторяемости соотношения полов определялся для различных видов. В исследованиях на древесной ласточке (*Tachycineta bicolor*) анализ первых и вторых кладок показал высокий коэффициент повторяемости доли самцов в выводках отдельных самок –  $R=0,657$ , а в результате анализа первого и второго годов жизни коэффициент повторяемости доли самцов в выводках составил  $R=0,688$  (Whittingham et al., 2005). Была обнаружена статистически значимая повторяемость соотношения полов по данным первого и второго годов жизни у лазоревки (*Parus caeruleus*) как для самцов –  $R=0,44$  так и для самок –  $R=0,52$  (Griffith et al., 2003). Однако в других исследованиях на лазоревке (*Parus caeruleus*) (Leech et al., 2001), большой синице (*Parus major*) (Oddie, Reim, 2002) и обыкновенной неясыти (*Strix aluco*) (Appleby et al., 1997) статистически значимая повторяемость соотношения полов не показана.

Волнистый попугайчик представляет интерес для изучения повторяемости соотношения полов, так как у этого вида выявлено влияние номера кладки в сезоне, возраста родителей производителей и номера кладки в сезоне, в которой вылупились производители, на долю самцов в потомстве, но не выявлено влияние возраста на соотношение полов (Маркова, 2007). Размер кладки – один из селекционируемых признаков у волнистых попугайчиков (Маркова, 2008). Целью данного исследования было определение коэффициентов повторяемости размера кладки и соотношения полов в потомстве по данным первых-третьих кладок в сезоне размножения однолетних, двухлетних и трёхлетних птиц.

### Материалы и методы

Исследования проводились на волнистых попугайчиках (*Melopsittacus undulatus* Show, 1805) с 2001 по 2008 год в течение семи сезонов размножения.

Разведение попугайчиков проводилось по следующей схеме. Гнездовой сезон начинали с установки гнездового домика. Начав сезон размножения, самки откладывали через день по одному яйцу, формируя кладку. Кладка включала от 4 до 13 яиц. После вылета из гнезда 3–4 птенцов самки начинали откладывать яйца в то же самое гнездо, формируя следующую кладку, и весь процесс повторялся сначала. После вылета птенцов третьей кладки (иногда первой, второй или четвёртой) гнездо снималось, и около полугода птицы отдыхали. Гнездовой сезон начинался в сентябре-октябре и заканчивался в мае-июне. Пары формировались в основном искусственно. Условия содержания были одинаковы для всех пар.

Для определения коэффициентов повторяемости размера кладки и доли самцов в потомстве в течение каждого из семи гнездовых сезонов учитывались данные самок, каждая из которых сделала 2 кладки в течение первого-второго гнездовых сезонов и 3 кладки в течение третьего-седьмого гнездовых сезонов. Средний размер кладки и доли самцов в потомстве птиц разного возраста определяли по данным двух или трёх кладок в течение гнездового сезона. Коэффициент повторяемости среднего размера кладки и доли самцов в потомстве самок разного возраста определяли по данным однолетних и двухлетних птиц. Также определяли коэффициент повторяемости размера первых, вторых и третьих кладок и доли самцов в потомстве в этих кладках по данным однолетних и двухлетних птиц.

Была произведена проверка на соответствие распределений исследуемых признаков нормальному закону с помощью показателей асимметрии и эксцесса, которая показала, что выборочные данные взяты из нормально распределяющейся генеральной совокупности. Коэффициент повторяемости определяли с помощью однофакторного дисперсионного анализа, схема которого представлена в табл. 1.

Таблица 1.

## Схема анализа дисперсионного комплекса

Вариация	df	MS	F	Компоненты дисперсии
Межиндивидуальная	$a-1$	$MS_m$	$\frac{MS_m}{MS_b}$	$s_k^2 = \frac{MS_m - MS_b}{k}$
Внутрииндивидуальная	$a(k-1)$	$MS_b$		$s_e^2 = MS_b$

Примечания:  $df$  – число степеней свободы,  $MS$  – средний квадрат,  $a$  – число самок,  $k$  – число наблюдений признака для каждой самки,  $F$  – критерий Фишера,  $s_k^2$  – компонент дисперсии, обусловленный различиями между особями,  $s_e^2$  – компонент дисперсии, обусловленный различиями признака внутри особей.

Коэффициент повторяемости вычислялся по формуле:

$$R = \frac{s_k^2}{s_k^2 + s_e^2} \text{ (Рокицкий, 1978; Lessells, Boag, 1987).}$$

## Результаты и обсуждение

Результаты определения коэффициентов повторяемости размера кладки представлены в табл. 2–4. Были получены значимые коэффициенты повторяемости размера кладки по результатам пятого, шестого и седьмого гнездовых сезонов, в которых принимало участие максимальное количество самок. Средний коэффициент повторяемости составил  $R=0,455$  ( $p<0,001$ ), который близок к результатам, полученным на большой синице –  $R=0,45$  (Van der Jeugd, McCleery, 2002) и скворце обыкновенном –  $R=0,47$  (Christians et al., 2001). Значимые коэффициенты повторяемости обнаружены в ходе анализа среднего размера кладки однолетних и двулетних самок –  $R=0,624$  ( $p<0,001$ ) и двулетних и трёхлетних самок –  $R=0,468$  ( $p<0,05$ ). Наибольшим сходством обладают вторые и третьи кладки в сезоне размножения однолетних и двулетних птиц. Коэффициент повторяемости первых кладок также значим –  $R=0,406$  ( $p<0,01$ ) и превышает таковой, полученный на домовом крапивнике –  $R=0,27$  (Kennedy, White, 1991) и чёрном дрозде –  $R=0,29$  (Postma, van Noordwijk, 2005).

Таблица 2.

## Коэффициенты повторяемости размера кладки самок семи сезонов размножения

Сезон размножения	Количество самок	F–критерий	p	Коэффициент повторяемости
1	4	0,407	$>0,05$	0
2	6	3,229	$>0,05$	0,527
3	11	1,952	$>0,05$	0,322
4	14	1,557	$>0,05$	0,156
5	28	3,213	$<0,001$	0,425
6	19	3,748	$<0,001$	0,478
7	39	3,589	$<0,001$	0,463

Таблица 3.

## Коэффициенты повторяемости среднего размера кладки однолетних, двулетних и трёхлетних самок

Возраст самок	Количество самок	F–критерий	p	Коэффициент повторяемости
1–2	38	5,875	$<0,001$	0,624
2–3	16	2,757	$<0,05$	0,468
1–3	16	1,890	$>0,05$	0,309

Результаты определения коэффициентов повторяемости доли самцов в потомстве представлены в табл. 5–7. Не было выявлено значимых коэффициентов повторяемости доли самцов в потомстве отдельных самок ни в одном из семи сезонов размножения, что согласуется с данными о различиях первых, вторых и третьих кладок в сезоне по соотношению полов у волнистых попугайчиков (Маркова, 2007). Также не значимы коэффициенты повторяемости доли самцов в потомстве однолетних, двулетних и трёхлетних птиц. Но при анализе первых, вторых и третьих кладок в отдельности обнаружено, что первые и вторые кладки значимо сходны у однолетних и

двулетних самок:  $R=0,264$  ( $p<0,05$ ) и  $R=0,307$  ( $p<0,05$ ) соответственно. То есть тенденция давать больше птенцов определённого пола в первых или вторых кладках проявляется у отдельных самок на протяжении жизни. Полученные данные свидетельствуют о непостоянстве соотношения полов у отдельных самок в течение гнездового сезона и согласуются с теми литературными источниками, в которых не было выявлено значимых коэффициентов повторяемости по результатам первых и вторых кладок в течение одного гнездового сезона (Leech et al., 2001; Oddie, Reim, 2002).

Таблица 4.

**Коэффициенты повторяемости размера первых, вторых и третьих кладок в сезоне размножения однолетних и двулетних самок**

Номер кладки в сезоне	Количество самок	F–критерий	p	Коэффициент повторяемости
1	41	2,370	$<0,01$	0,406
2	38	4,130	$<0,001$	0,610
3	28	3,506	$<0,001$	0,556

Таблица 5.

**Коэффициенты повторяемости доли самцов в потомстве самок семи сезонов размножения**

Сезон размножения	Количество самок	F–критерий	p	Коэффициент повторяемости
1	4	0,997	$>0,05$	0
2	6	1,791	$>0,05$	0,281
3	11	1,434	$>0,05$	0,126
4	14	1,902	$>0,05$	0,231
5	28	1,141	$>0,05$	0,045
6	19	0,670	$>0,05$	0
7	39	1,231	$>0,05$	0,072

Таблица 6.

**Коэффициенты повторяемости доли самцов в потомстве однолетних, двулетних и трёхлетних самок**

Возраст самок	Количество самок	F–критерий	p	Коэффициент повторяемости
1–2	38	1,234	$>0,05$	0,105
2–3	16	1,045	$>0,05$	0,022
1–3	16	0,615	$>0,05$	0

Таблица 7.

**Коэффициенты повторяемости доли самцов в первых, вторых и третьих кладках в сезоне размножения в потомстве однолетних и двулетних самок**

Номер кладки в сезоне	Количество самок	F–критерий	p	Коэффициент повторяемости
1	41	1,718	$<0,05$	0,264
2	38	1,888	$<0,05$	0,307
3	28	1,685	$>0,05$	0,255

### Выводы

Таким образом, выявлены статистически значимые коэффициенты повторяемости размера кладки, как в результате анализа кладок одного гнездового сезона, так и в результате анализа кладок птиц разного возраста. Высокие коэффициенты повторяемости размера кладки волнистых попугайчиков согласуются с вычисленным для этого признака коэффициентом наследуемости  $h^2=0,398$  (Маркова, 2008). Селекция волнистых попугайчиков по размеру кладки будет эффективна в раннем возрасте. Результаты вычисления коэффициентов повторяемости соотношения полов подтверждают данные о различиях по этому признаку первых, вторых и третьих кладок в сезоне, а также свидетельствуют о том, что наследуемость этого признака очень низка, то есть вести по нему отбор будет неэффективно.

**Благодарности**

Выражаю благодарность проф. Л.А.Атраментовой за помощь в проведении статистического анализа и интерпретации полученных результатов.

**Список литературы**

- Кочиш И.И. Селекция в птицеводстве. – М.: Колос, 1992. – 272с.
- Маркова О.А. Анализ соотношения полов в потомстве волнистых попугайчиков (*Melopsittacus undulatus*) в зависимости от параметров размножения и подбора производителей // Вісник Харківського національного університету імені В.Н.Каразіна. Серія: біологія. – Харків, 2007. – Вип.6, №788. – С. 48–53.
- Маркова О.А. Наследуемость размера кладки волнистого попугайчика *Melopsittacus undulatus* // Материалы III международной конференции молодых учёных «Биология: от молекулы до биосферы». – Харьков, 2008. – С. 195–196.
- Рокицкий П.Ф. Введение в статистическую генетику. – Мн.: Вышэйшая школа, 1978. – 448с.
- Фолкoner Д.С. Введение в генетику количественных признаков. – М.: Агропромиздат, 1985. – 486с.
- Appleby B.M., Petty S.J., MacDonald D.W. Does variation of sex ratio enhance reproductive success of offspring in tawny owls (*Strix aluco*) // Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences. – 1997. – Vol.264. – P. 1111–1116.
- Bañbura J., Zieliński P. Repeatability of reproductive traits in female barn swallows *Hirundo rustica* // Ardea. – 2000. – Vol.88. – P. 75–80.
- Christians J.K., Evanson M., Aiken J.J. Seasonal decline in clutch size in European starlings: a novel randomization test to distinguish between the timing and quality hypotheses // Journal of Animal Ecology. – 2001. – Vol.70. – P.1080–1087.
- Erikstad K.E., Bustnes J.O., Mowm T. Clutch-size determination in precocial birds – a study of the common eider // Auk. – 1993. – Vol.110. – P. 623–628.
- Gibbs H.L. Heritability and selection on clutch size in Darwin's medium ground finches (*Geospiza fortis*) // Evolution. – 1988. – Vol.42. – P. 750–762.
- Griffith S., Ornborg J., Russell A. et al. Correlations between ultraviolet coloration, overwinter survival and offspring sex ratio in the blue tit // Journal of Evolutionary Biology. – 2003. – Vol.16. – P. 1045–1054.
- Hochachka W.M. Repeatable reproduction in song sparrows // The Auk. – 1993. – Vol.110. – P. 603–613.
- Kennedy E.D., White D.W. Repeatability of clutch size in house wrens // Wilson Bulletin. – 1991. – Vol.103. – P. 552–558.
- Leech D.I., Hartley I.R., Stewart I.R.K. et al. No effect of parental quality or extrapair paternity on brood sex ratio in the blue tit (*Parus caeruleus*) // Behavioral Ecology. – 2001. – Vol.12. – P. 674–680.
- Lessells C.M., Boag P.T. Unrepeatable repeatabilities: A common mistake // The Auk. – 1987. – Vol.104. – P. 116–121.
- Myrberget S. Repeatability of clutch size in willow grouse *Lagopus lagopus* // Ornis Scandinavica. – 1989. – Vol.20. – P. 74–76.
- Oddie K.R., Reim C. Egg sex ratio and paternal traits: using within-individual comparisons // Behavioral Ecology. – 2002. – Vol.13. – P. 503–510.
- Perrins C.M., Jones P.J. The inheritance of clutch size in the great tit (*Parus major*) // Condor. – 1974. – Vol.76. – P. 225–228.
- Petersen M.R. Reproductive ecology of emperor geese – annual and individual variation in nesting // Condor. – 1992. – Vol.94. – P. 383–397.
- Pietiläinen H. Seasonal and individual variation in the production of offspring in the ural owl *Strix uralensis* // Journal of Animal Ecology. – 1989. – Vol.58. – P. 905–920.
- Postma E., van Noordwijk A.J. Genetic variation for clutch size in natural populations of birds from a reaction norm perspective // Ecology. – 2005. – Vol.86. – P. 2344–2357.
- Van der Jeugd H.P., McCleery R.H. Effects of spatial autocorrelation, natal philopatry and phenotypic plasticity on the heritability of laying date // Journal of Evolutionary Biology. – 2002. – Vol.15. – P. 380–387.
- Van Noordwijk A.J., Van Balen J.H., Scharloo W. Genetic and environmental variation in clutch size of the great tit (*Parus major*) // Netherlands Journal of Zoology. – 1981. – Vol.31. – P. 342–372.
- Whittingham L.A., Dunn P.O., Nooker J.K. Maternal influences on brood sex ratios: an experimental study in tree swallows // Proceedings: Biological Sciences. – 2005. – Vol.272. – P. 1775–1780.

Представлено: Л.П.Харченко

Рекомендовано до друку: А.Ю.Утєвським

© О.О.Маркова, 2009